

УДК 576.895.122

**МИКРОАНАТОМИЯ МИРАЦИДИЯ *PHILOPHTHALMUS RHIONICA*
(TREMATODA: PHILOPHTHALMIDAE)**

© И. А. Тихомиров

В статье рассматривается тонкое строение мирацидия *Philophthalmus rhionica*. По данным электронной микроскопии, описываются покровы, мускулатура, экскреторный, железистый, нервный аппараты, а также составлена графическая реконструкция личинки. На примере этого вида обсуждаются некоторые особенности строения педогенетических мирацидиев.

К настоящему времени детальное исследование ультраструктуры мирацидиев проведено на весьма ограниченном круге видов, относящихся к сем. Notocotylidae, Paramphistomatidae, Sanguinicolidae, Fasciolidae, Shistosomatidae (Галактионов, Добровольский, 1998). Представители последних двух сем. *Fasciola hepatica* и *Shistosoma masoni* изучены достаточно подробно (Wilson 1969a—1969c, 1970, 1971; Pan, 1980). В отличие от них представители сем. Philophthalmidae обладают aberrантным педогенетическим мирацидием. Поэтому анализ строения личинки *Philophthalmus rhionica* представляет особый интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Культура *Philophthalmus rhionica* поддерживалась на кафедре зоологии беспозвоночных СПбГУ в течение нескольких лет и использовалась как источник материала для целого ряда исследований, в том числе и по мирацидиям (Гинецинская и др., 1981; Семенов, 1991; Синха, 1978, и др.). Яйца с педогенетическими мирацидиями отмывали из глаз экспериментально зараженных животных (*Oryctolagus cuniculus*) при помощи пипетки отстоянной водой. В течение 2—3 мин происходило вылупление мирацидиев.

Для электронно-микроскопических исследований мирацидиев фиксировали 2.5 %-ным глутаральдегидом на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) с последующей дофиксацией 1 %-ным раствором OsO₄, разведенным также на фосфатном буфере. Для обезвоживания объектов использовались спирты возрастающей концентрации от 30 °C до 100 °C. Пропитывание материала осуществляли в смесях аралдита и ацетона в соотношениях 1:3, 1:1, 3:1. Заливка производилась в желатиновые капсулы. Полимеризация блоков протекала в термостате при 60 °C в течение суток. Срезы изготавливали на ультратоме LKB-3 с помощью стеклянных ножей и помещали на медные сетки и бленды. В качестве пленки-подложки использовали формвар. Контрастирование срезов осуществляли спиртовым раствором уранил-ацетата и цитратом цинка.

Работа проводилась на электронном микроскопе УМБ-100. Ускоряющее напряжение 80 кВ. Диапазон использованных увеличений × 1500—× 25 000.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология мирацидия

Отдельные детали строения и биология мирацидиев *Ph. rhionica* уже были описаны в ряде работ (Добровольский и др., 1983; Семенов, 1991; Тихомиров, 1980, и др.). Поэтому ниже мы приводим лишь краткую общую характеристику личинки.

Педогенетический мирацидий *Ph. rhionica* 0.1—0.2 мм длины имеет каплевидную форму (рис. 1). Тело покрыто эпителиальными пластинками, расположенными в соответствии с формулой 6:8:4:2 и разделенными гиподермальными гребнями (рис. 1, Б). На переднем конце расположен подвижный телескопический хоботок (теребраториум). В складках хоботка располагаются органы чувств, представленные одиночными сенсиллами и ресничными полями. На конце хоботка открывается проток железы проникновения. Кроме этого, в переднем конце тела мирацидия обнаруживаются латеральные железы, а также отдельные секреторные клетки.

Между первым и вторым рядами эпителиальных пластинок по окружности располагаются органы чувств: латеральные папиллы и ресничные поля (рис. 1, В). У мирацидиев хорошо развит «глазок», находящийся в теле дорсально над мозгом примерно на границе между I и II рядами эпителиальных пластинок.

На уровне III ряда эпителиальных пластинок по бокам тела обнаруживается пара циртоцитов (рис. 2, Ж). Каналы выделительных клеток также располагаются в боковых участках тела и открываются выделительными порами на гиподермальных гребнях между II и III рядами пластинок. В задней части тела мирацидия залегает полностью сформированная материнская редия, которая характеризуется отсутствием пищеварительной системы и наличием эмбрионов следующих генераций партенит, достигающих в своем развитии стадии 2—4 клеток (рис. 1, А; 2, 3).

Микроанатомия мирацидия

Покровы и мускулатура. Подвижный хоботок мирацидия сплюснут с боков. Он располагается терминально на переднем конце тела. В спокойном состоянии хоботок втянут и образует три кольцевые складки (рис. 1, Г; 2, А).

Хоботок одет слоем цитоплазмы, на наружной поверхности которого обнаруживаются многочисленные микровыросты, напоминающие микровилли. На складках проксимальной части хоботка микровилли относительно тонкие, длинные и значительно удалены друг от друга, тогда как на складках вершины микровилли короткие, толстые и располагаются часто (рис. 2, А).

Хоботок несет различные по строению сенсорные образования и поры протоков железистых клеток. Крупный проток апикальной железы открывается на вершине хоботка, а у основания последнего заканчиваются протоки еще 4 желез, соответственно по два с каждой стороны тела (рис. 1, В; 2, Б, В; 3, В; см. вкл.).

Мускулатура втянутого хоботка представлена 5 кольцевыми пучками, соответствующими складкам хоботка, и 6 пучками продольных мышц, которые проходят в центральной части хоботка и далее располагаются в теле личинки так, что соответствуют 6 эпителиальным пластинкам первого ряда (рис. 1, Г; 2, В, Д).

Центральное положение в хоботке занимают еще 2 дорсальных и 2 вентральных мощных продольных мышечных пучка. Остающийся между ними неправильной крестовидной формы промежуток занят протоком апикальной железы. С боков этот комплекс прикрыт уплощенными продольными латеральными мышцами, имеющими в поперечном сечении крыловидную форму (рис. 2, В; 3, В). В основании хоботка латеральные мышечные тяжи разделяются на два самостоятельных пучка, идущих по бокам тела параллельно друг другу (рис. 2, В).

Дорсальные и вентральные центральные пучки доходят до задней границы эпителиальных пластинок первого ряда. Латеральные пучки закрепляются в теле личинки глубже и оканчиваются у переднего края эпителиальных пластинок второго ряда. При

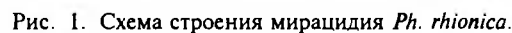


Fig. 1. Scheme of *Philophthalmus rhionica* miracidium.

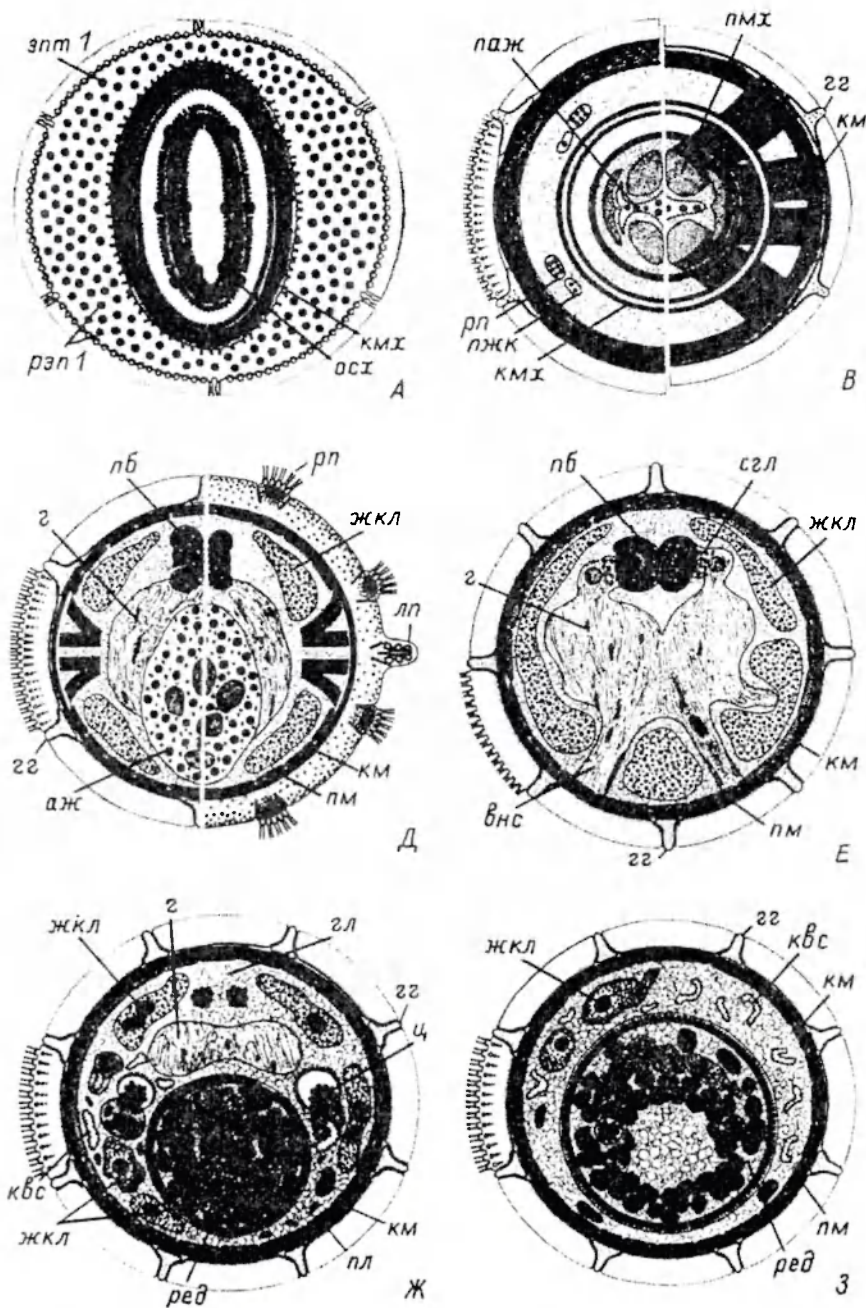


Рис. 2. Реконструкция строения личинки. Схемы поперечных разрезов.

А — через апикальный конец хоботка; В — на уровне сенсилл и протоков желез; В — на уровне расхождения продольных мышц; Г — на уровне задней границы I ряда эпителиальных пластинок; Д — на уровне I кольцевого гиподермального гребня; Е — на уровне ганглия; Ж — на уровне цирроцитов; З — в области редии; внс — вентральный нервный ствол; км — кольцевая мускулатура; лб — пигментный бокал; лжж — проток железистой клетки; лм — продольная мускулатура; рел 1 — реснички эпителиальных пластинок I ряда; сгл — светочувствительная клетка глазка; эпт 1 — эпителиальные пластины I ряда.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Reconstruction of larva structure. Schemes of transversal sections.

этом каждый из них раздваивается и отделяет от себя короткий, косо направленный тяж (рис. 2, Г, Д).

Эпителиальные пластинки — уплощенные мультиресничные клетки. Помимо ундулиподий на поверхностной мембране обнаружены выросты, напоминающие микровилли. Наиболее густые их скопления приурочены к гиподермальным гребням. Под поверхностной мембраной залегают кинетосомы ресничек, снабженные двумя корневыми нитями, располагающимися примерно под 90 °С друг к другу (рис. 3, Б). Короткий корешок сопоставим по длине с диаметром кинетосомы и примерно в 10 раз короче длинного. По-видимому, ориентация корешков относительно продольной оси тела может отличаться в разных участках эпителиальной пластинки. Расстояния между ресничками примерно равны длине короткого корешка, поэтому длинные корешки, уходящие под углом примерно 30° к поверхности, подстилают друг друга, придавая дополнительную прочность эпителиальной пластинке. В эпителиальных пластинках второго ряда были обнаружены группы из нескольких ресничек, отличающихся строением длинных корневых нитей. Последние имеют характерную поперечную исчерченность и отходят почти вертикально в глубь цитоплазмы (рис. 3, Н). Под апикальной поверхностью располагаются многочисленные палочковидные и каплевидные включения, по-видимому, секреторной природы, глубже залегают скопления митохондрий. Ядра эпителиальных пластинок неправильной формы и располагаются ближе к задней границе клеток.

Эпителиальные пластинки примыкают друг к другу неплотно. Между ними остаются свободные участки, образованные продольными и кольцевыми гиподермальными гребнями (рис. 3, Б). На поверхности последних между первым и вторым рядами пластинок находятся разнообразные сенсорные образования личинки, а между вторым и третьим по бокам тела открываются экскреторные отверстия (рис. 1, А; 2, Д; 3, К, М—О).

Так называемые гиподермальные гребни представляют собой выходящие на поверхность тела личинки участки отростков клеток тегумента материнской спороцисты (Галактионов, Добровольский, 1998). Мирацидий *Ph. rhionica* — педогенетический, в моллюска не проникает и в спороцисту не преобразуется. Возможно, поэтому цитоны субтегументальных клеток у личинки развиты относительно плохо, и точно их идентифицировать не удалось. Однако сами гиподермальные гребни физиологически активны. Поверхность гребней неровная и несет складки (рис. 3, Б). В цитоплазме выявляются скопления гранул электронноплотного секрета в диаметре 0.1—0.2 мкм. Особенно много их в гиподермальных гребнях на уровне границы эпителиальных пластинок I и II рядов. В этой же области на поверхности гребней обнаруживаются электронно-прозрачные пузырьки, происхождение которых также, вероятно, связано с секреторной активностью гиподермы. С эпителиальными пластинками первого ряда гребни соединяются с помощью простых контактов, тогда как с пластинками остальных рядов они связаны септированными десмосомами.

Мускулатура тела личинки представлена кольцевыми и продольными мышечными пучками, залегающими в мускульных клетках. Ближе к поверхности пучки кольцевых миофибрилл около 0.2 мкм толщины. Сразу же под ними на расстоянии от 0.3 до 3 мкм друг от друга располагаются пучки более мощных продольных миофибрилл до 5 мкм длины. Их диаметр 0.5 мкм. Цитоны мускульных клеток залегают в теле мирацидия глубже. Эти образования трактовались ранее как клетки паренхимы. Цитоплазма этих клеток мелкозернистая, в ней отмечается большое количество различных по размеру (от 0.4 до 0.8 мкм) и форме митохондрий. Последние образуют особенно большие скопления в клетках, расположенных в области хоботка и нефридиальных канальцев. Ядра этих клеток имеют овальную форму с ядрышком. В кариоплазме хроматин присутствует в виде отдельных глыбок (рис. 3, Г).

Между ресничными эпителиальными и мускульными клетками так называемой базальной пластинки, как и специальных клеток гиподермы не обнаружено. Не исключено, что гиподермальные гребни представляют собой обособленные

участки мускульных клеток. Это предположение требует дальнейшей тщательной проверки и, возможно, является особенностью строения только педогенетических мирацидиев.

Железистый аппарат. Апикальная железа залегает в передней части тела, несколько впереди и вентральнее мозга (рис. 1, А, Г; 2, Г, Д). Она открывается единственным мощным протоком, который имеет сложную конфигурацию и проходит в средней части хоботка между дорсальными и вентральными мускульными тяжами. Стенка самого протока укреплена микротрубочками. В протоке железы обнаруживаются характерные секреторные гранулы в диаметре около 0.2—0.3 мкм. Они гетерогенны по строению: электронноплотную сердцевину окружает электронно-прозрачный слой (рис. 3, В).

В проксимальной части апикальной железы в цитоплазме наряду с описанными гранулами в изобилии встречаются электронноплотные овальные или палочковидные включения. Здесь же находятся ядра неправильной овальной формы. Субмембранные микротрубочки в этом отделе железы отсутствуют.

Протоки четырех 2—3-ядерных желез открываются в основании хоботка и укреплены продольными микротрубочками (рис. 2, Б). Одна пара клеток располагается дорсально, а другая — вентрально. Они огибают ганглий с боков (рис. 3, Л). В задней части желез, достигающих уровня границы II и III рядов эпителиальных пластинок, залегают округлые или овальной формы ядра, количество которых может варьировать. Обычно каждая клетка имеет 2 ядра, но довольно часто встречаются личинки, в которых часть этих желез оказывается 3-ядерными. Гетерогенный секрет располагается равномерно по всей железе и представлен мелкими (0.1—0.2 мкм) и крупными (0.4—0.7 мкм) гранулами, многие из которых характеризуются неравномерной электронной плотностью (рис. 3, Е, Ж).

Сравнительно небольшие секреторной природы 1-ядерные клетки с крупным ядром (до 5 мкм) обнаружены примерно на уровне циртоцитов (рис. 3, Д). Клетки имеют неправильную амёбовидную форму. Они образуют длинные узкие отростки, которые особенно многочисленны в передней трети тела мирацидия. Секрет представлен округлыми электронноплотными гранулами. К сожалению, протоки этих клеток обнаружить не удалось, но обращает на себя внимание сходство секрета этих желез и так называемых гиподермальных гребней. Не исключено, что между этими образованиями существует какая-то связь. Возможно, что это и есть цитоны гиподермальных гребней.

1-ядерная «хвостовая железа» лежит терминально в заднем конце тела мирацидия (рис. 1, А). Она имеет очень крупное пузырьковидное ядро (до 10 мкм) с ядрышком (около 1 мкм). В цитоплазме этой клетки имеется рыхлый электронно-прозрачный секрет. Подобное образование было обнаружено у мирацидиев *Fasciola hepatica* (Наумов, 1972), но функциональное назначение его не известно.

Экскреторный аппарат. Строение циртоцитов соответствует классической схеме (Wilson, 1969с) (рис. 3, И). Система выделительных каналов формируется, очевидно, из нескольких плотно упакованных клеток, образующих «клубок». При этом каналы имеют не внутриклеточную природу, как это считалось раньше (Гинесинская, 1968), а возникают в результате сворачивания в трубку уплощенных выростов клеток, свободные концы которых соединяются перегородчатой десмосомой. На электронограммах, имеющихся в нашем распоряжении, это видно достаточно хорошо, однако проследить соединение каналов соседних клеток нам не удалось. Внутренняя поверхность каналов несет большое количество микровиллей, цитоплазма этих клеток сильно вакуолизирована, и в ней отмечается множество митохондрий. Ядро выделительной клетки функционально активно, с хорошо выраженным ядрышком (рис. 3, З). Выделительные поры открываются по бокам тела между эпителиальными пластинками II и III рядов в области кольцевого гиподермального гребня. Выделительная пора — морфологически оформленное образование, отделенное от цитоплазмы гребня кольцевой перегородчатой десмосомой (рис. 3, К).

Нервный аппарат. Ганглий на поперечных срезах гантелевидной формы располагается в передней половине тела мирацидия (рис. 2, *Е, Ж*; 3, *Л*). Он образован отростками нервных клеток, ядра которых занимают периферическое положение. Нервные клетки, входящие в состав ганглия и стволов, имеют гранулированную цитоплазму. Ядра нервных клеток округлой формы до 3 мкм в диаметре. В отдельных клетках и отростках имеются скопления мелкого электронноплотного секрета, что позволяет предположить их нейросекреторную функцию. От ганглия отходят нервные стволы в заднюю часть тела, а также отдельные нервы, иннервирующие сенсиллы переднего конца личинки. Кольцевые комиссуры выявляются плохо, поэтому такую нервную систему нужно рассматривать как модифицированный ортагон.

Сенсорный аппарат. Органы чувств представлены двумя тесно сближенными глазами, находящимися в непосредственной близости от мозгового ганглия, парой латеральных папилл и связанных с ними образований, ресничными полями, лежащими на границе между первым и вторым рядами эпителиальных пластинок, ресничными полями и одиночными сенсиллами хоботка (рис. 1, *А, Д*; 3, *Л—О*).

Ультратонкое строение глазка личинки *Ph. rhionica* практически полностью совпадает с таковым *Ph. megalurus* (Isseroff, 1964). Они расположены непосредственно над мозгом личинки дорсально. Каждый глазок состоит из пигментного бокала, в который входит нервное окончание. Такое строение характеризует его как глазок инвертированного типа, характерного для плоских червей (рис. 3, *Л*).

Латеральные папиллы — сложные комплексные органы чувств и состоят из трех независимых сенсорных образований (рис. 1, *Д*). Они находятся по бокам тела между эпителиальными пластинками I и II рядов. Сама латеральная папилла имеет колоколообразную форму около 7 мкм высоты, в основании примерно 3 мкм ширины (рис. 3, *М*). Стенка папиллы образована тонким слоем цитоплазмы, представляющим собой разрастание гиподермального гребня. В толще последней наблюдаются скопления гранул мелкого электронно-плотного секрета, похожего на секрет межклеточных гребней. На поверхности папиллы отмечаются похожие на микровилли шишковидные выросты, а на вершине папиллы располагается пора, ведущая к нервному окончанию. Последнее содержит мелкозернистую цитоплазму, в которой упорядоченно залегают многочисленные микротрубочки. Они начинаются еще в отростке нервной клетки, в основании папиллы и тянутся до ее вершины. Между микротрубочками имеются многочисленные электронно-прозрачные пузырьки, варьирующие по размерам.

Второе образование находится в основании папиллы, ближе к переднему концу тела (рис. 3, *Н*). Оно представлено моноцилиарной сенсиллой, ресничка которой одета цитоплазматическим чехлом. За счет складок на поверхности чехла образуется лабиринт, состоящий как из мелких, так и более крупных полостей, придающих чехлу губчатый вид. Внутри чехла в специальном канале находится ригидная ресничка. Канал связан с внешней средой при помощи небольшой поры, открывающейся на вершине.

Третье сенсорное образование погружено в основание латеральной папиллы ближе к заднему концу тела (рис. 3, *М*). Оно на поперечном разрезе имеет коническую форму: дистальный конец расширен, а проксимальный сужен и непосредственно переходит в нервный отросток. Широкая часть несет пальцевидные рецепторы, образуя на поверхности тела сенсорное поле. Внутри каждого рецептора имеются многочисленные, упорядоченно расположенные микротрубочки, а в основании выявляется электронноплотный опорный конус. В цитоплазме расширенного участка залегает сложная система различающихся по форме вакуолей.

Помимо комплексов латеральных папилл на межклеточных гребнях между пластинками I и II рядов располагаются сенсорные ресничные поля (рис. 1, *В*). Они бывают двух типов.

Латеральные сенсорные ресничные поля первого типа находятся недалеко от папилл и представляют собой нервные окончания, несущие на своей апикальной поверхности скопления ригидных ресничек, поперечно-исчерченные корневые нити

которых сходятся в плотный конический пучок. Цитоплазма заполнена мелкозернистым секретом, аналогичным тому, который обнаруживается в клетках ганглия и нервных стволов.

Сенсорные ресничные поля второго типа (дорсальные и вентральные) отличаются от латеральных тем, что они дополнительно связаны с одиночными сенсиллами, сходными по своему строению с сенсиллами, расположенными в основании латеральных папилл. Отличие заключается в том, что от губчатого чехла отходит уплощенный цитоплазматический вырост, который покрывает ресничное поле. В этом выросте имеются отверстия для выхода ресничек (рис. 3, *O*).

Ресничные поля хоботка приурочены к протокам 2—3-ядерных желез и, по всей видимости, имеют строение, аналогичное латеральным полям. В складках и основании хоботка мирацидия находятся минимум 4 ресничных поля и 14 одиночных сенсилл. Последние несут ригидные реснички с поперечно-исчерченной корневой нитью. Сенсорные образования хоботка располагаются симметрично относительно сагиттальной плоскости, однако в вентральной части сенсилл больше, чем в дорсальной (рис. 1, *B*).

В строении сенсорного аппарата мирацидия *Ph. rhionica* часто наблюдаются отклонения от приведенной выше схемы. Это, по сути дела, настоящие уродства, примером которых могут служить выпадение одного или двух ресничных полей, лежащих по бокам от папиллы, появление безглазых личинок и т. д.

Задние две трети тела мирацидия занимает сформированная молодая материнская редия, описание которой не входит в задачи данной работы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мирацидий *Philophthalmus rhionica* — педогенетический, в котором формируется готовая к самостоятельному существованию в моллюске-хозяине редия. Кроме филофталмид в настоящее время педогенез в крайнем своем проявлении достоверно известен лишь у представителей сем. Cyclocoelidae (Гинецинская, 1968). Особенности развития и биологии этих личинок определяют их своеобразное строение, отличающееся от мирацидиев большинства трематод. Это касается и уже изученных к настоящему времени личинок тех видов, для которых характерно активное заражение первых промежуточных хозяев.

Хоботок мирацидия *Ph. rhionica* устроен довольно сложно и обеспечивает, с одной стороны, закоривание личинки в тканях моллюска-хозяина, с другой — возможность проникновения молодой материнской редии.

Различия в строении кожно-мышечного мешка определяются в конечном счете судьбой личинки. У большинства трематод сам мирацидий преобразуется в материнскую спороцисту после сбрасывания эпителиальных пластинок. Этот процесс сопровождается образованием тегумента в результате быстрого разрастания гиподермальных гребней (Southgate, 1970; Meuleman e. a., 1978), и поэтому в мирацидиях имеются субтегументальные клетки — предшественники покровов. У мирацидиев *Ph. rhionica*, которые лишь инокулируют редию, развитых цитонов будущего тегумента не обнаружено. В этой связи можно высказать несколько предположений: либо межклеточные гребни безъядерные, что мало вероятно, либо они образуются за счет мышечных клеток, либо в дальнейшем удастся проследить связь гребней с какими-то из цитонов в теле мирацидия. Также не обнаружено базальной пластинки между ресничными и мышечными клетками, отсутствуют и полости между этими клетками, описанные у некоторых мирацидиев.

Мирацидии, изученные к настоящему времени, имеют морфологически принципиально сходный железистый аппарат, обеспечивающий проникновение личинки в тело хозяина. У всех изученных видов имеется апикальная железа, и различия касаются лишь количества и размеров латеральных и дополнительных желез. Возможны различия и в характере секрета.

Экскреторный и нервный аппараты у мирацидиев имеют, пожалуй, наибольшее сходство, это касается и глазков. Органы чувств у изученных в этом плане мирацидиев различаются по числу, расположению сенсилл и деталям их ультраструктуры (Галактионов, Добровольский, 1998), однако их основу независимо от выполняемой функции всегда составляет чувствительная ресничная клетка.

Герминальный материал мирацидия *Ph. rhionica* представлен молодой материнской редией, содержащей генеративные клетки и зародышевые шары, из которых в моллюске *Melanopsis praemorsa* развиваются особи партеногенетического поколения.

При изучении микроанатомии мирацидия мы не ставили перед собой задачи изучения ультратонкого строения отдельных органов, однако теперь очевидна необходимость и такого исследования.

Литература

- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 404 с.
- Гинецинская Т. А. Трематоды — их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., 1968. 411 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А., Оксов И. В. Роль гликогена в биологии личиночных стадий развития трематод // Работы по гельминтологии. М., 1981. С. 82—87.
- Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухамедов Г. К., Синха Б. К., Тихомиров И. А. Партеногенетические поколения трематод // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1983. Т. 82, вып. 4. С. 1—108.
- Наумов А. Д. Некоторые особенности тонкого и ультратонкого строения мирацидия печеночной двуустки. // I Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных. Львов, 1972. С. 63—64.
- Семенов О. Ю. Мирацидии // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1991. Т. 83, вып. 4. 204 с.
- Синха Б. К. Строение покровов и пищеварительной системы мирацидиев и редий *Philophthalmus rhionica* Tikhomirov и *Metagonimus yokogawai* Katsurada: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978. 16 с.
- Тихомиров И. А. Жизненный цикл *Philophthalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda: Philophthalmidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 20 с.
- Isseroff H. Fine structure of the eyespot in the miracidium of *Philophthalmus megalurus* (Cort, 1914) // J. Parasitol. 1964. Vol. 50. P. 549—554.
- Meuleman E. A., Lyaruu D. M., Khan M. A., Holzmann P. J., Sminia T. Ultrastructural changes in the body wall of *Schistosoma mansoni* during the transformation of the miracidium into a mother sporocyst in the snail host *Biomphalaria glabrata* Pfeifferi // Z. Parasitenk. 1978. Bd 56. S. 227—242.
- Pan S. C. The fine structure of the miracidium of *Schistosoma mansoni* // J. Invertebr. Pathol. 1980. Vol. 36. P. 307—372.
- Southgate V. R. Observations on the epidermis of the miracidium and on the formation of the sporocyst of *Fasciola hepatica* // Parasitology. 1970. Vol. 61. P. 177—190.
- Wilson R. A. Fine structure of the tegument of the miracidium of *Fasciola hepatica* L. // J. Parasitol. 1969a. Vol. 55. P. 124—133.
- Wilson R. A. Fine structure and organisation of the musculature in the miracidium of *Fasciola hepatica* // J. Parasitol. 1969b. Vol. 55. P. 1153—1161.
- Wilson R. A. Fine structure of the protonephridial system in the miracidium of *Fasciola hepatica* // Parasitology. 1969c. Vol. 59. P. 461—467.
- Wilson R. A. Fine structure of the nervous system and specialized nerve endings in the miracidium of *Fasciola hepatica* // Parasitology. 1970. Vol. 60. P. 399—421.
- Wilson R. A. Gland cells and secretions in the miracidium of *Fasciola hepatica* // Parasitology. 1971. Vol. 63. P. 225—231.

СПбГУ, 199034

Поступила 10.11.1999

MICROANATOMY OF THE PHILOPHTHALMUS RHIONICA MIRACIDIUM
(TREMATODA: PHILOPHTHALMIDAE)

I. A. Tikhomirov

Key words: Philophthalmidae, *Philophthalmus rhionica*, miracidium, ultrastructure.

SUMMARY

The study of ultrastructure of *Philophthalmus rhionica* miracidium was carried out. Update the ultrastructures of miracidium were studied in a restricted number of species belonging to the families Notocotylidae, Paramphistomatidae, Sanguinicolidae, Fasciolidae, Schistosomatidae (Galaktionov, Dobrovolsky, 1998). The ultrastructure of representatives of two latter families, *Fasciola hepatica* and *Schistosoma mansoni* respectively, have been examined most carefully. The family Philophthalmidae differs from the families Fasciolidae and Schistosomatidae by the aberrant pedogenetic miracidium.

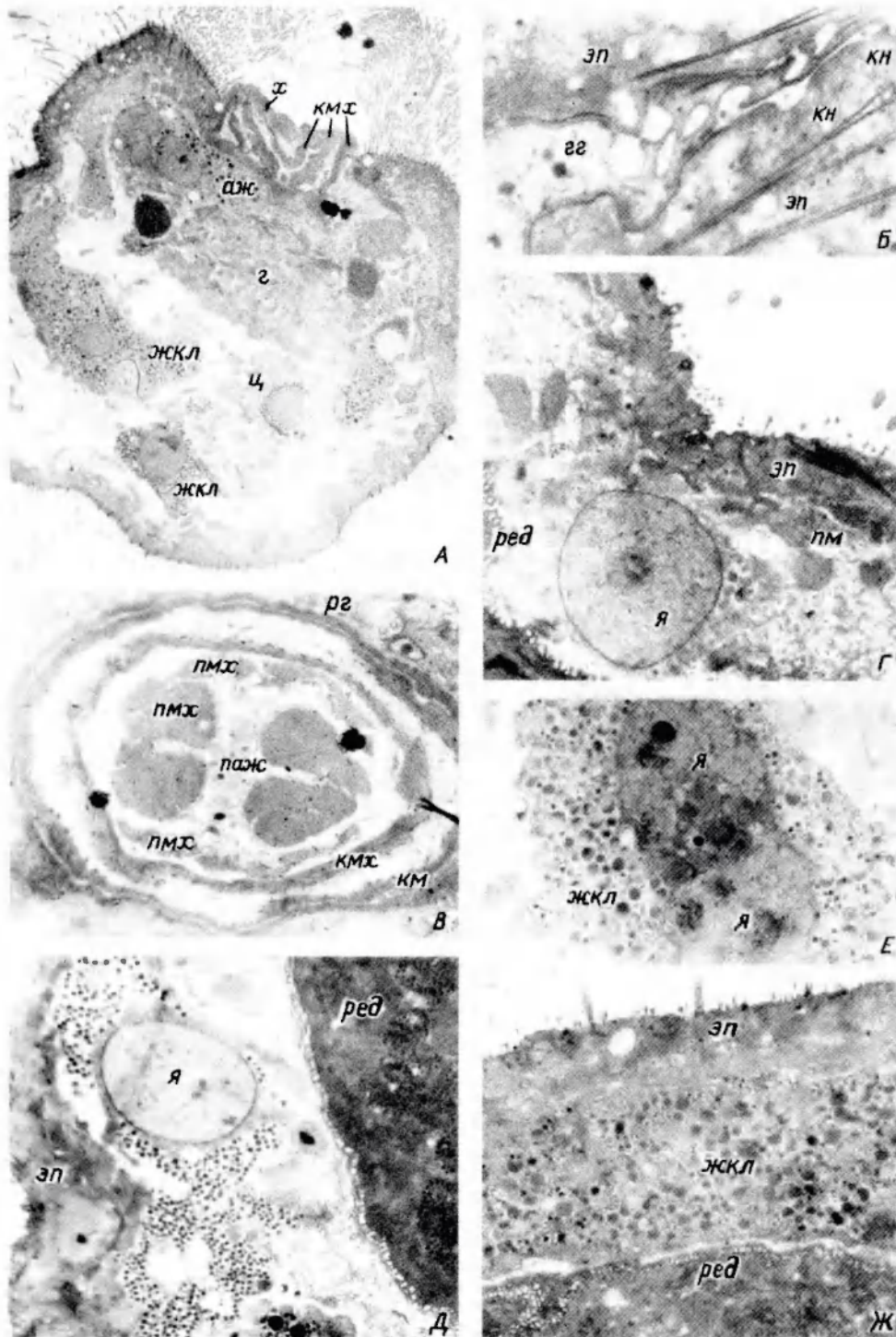


Рис. 3. Строение мирацидия *Rh. rhionica*.

А — диагональный срез через тело мирацидия; Б — гиподермальный гребень; В — поперечный срез через хоботок; Г — цитон мускульной клетки; Д — железистое образование; Е, Ж — латеральные железы проникающе-

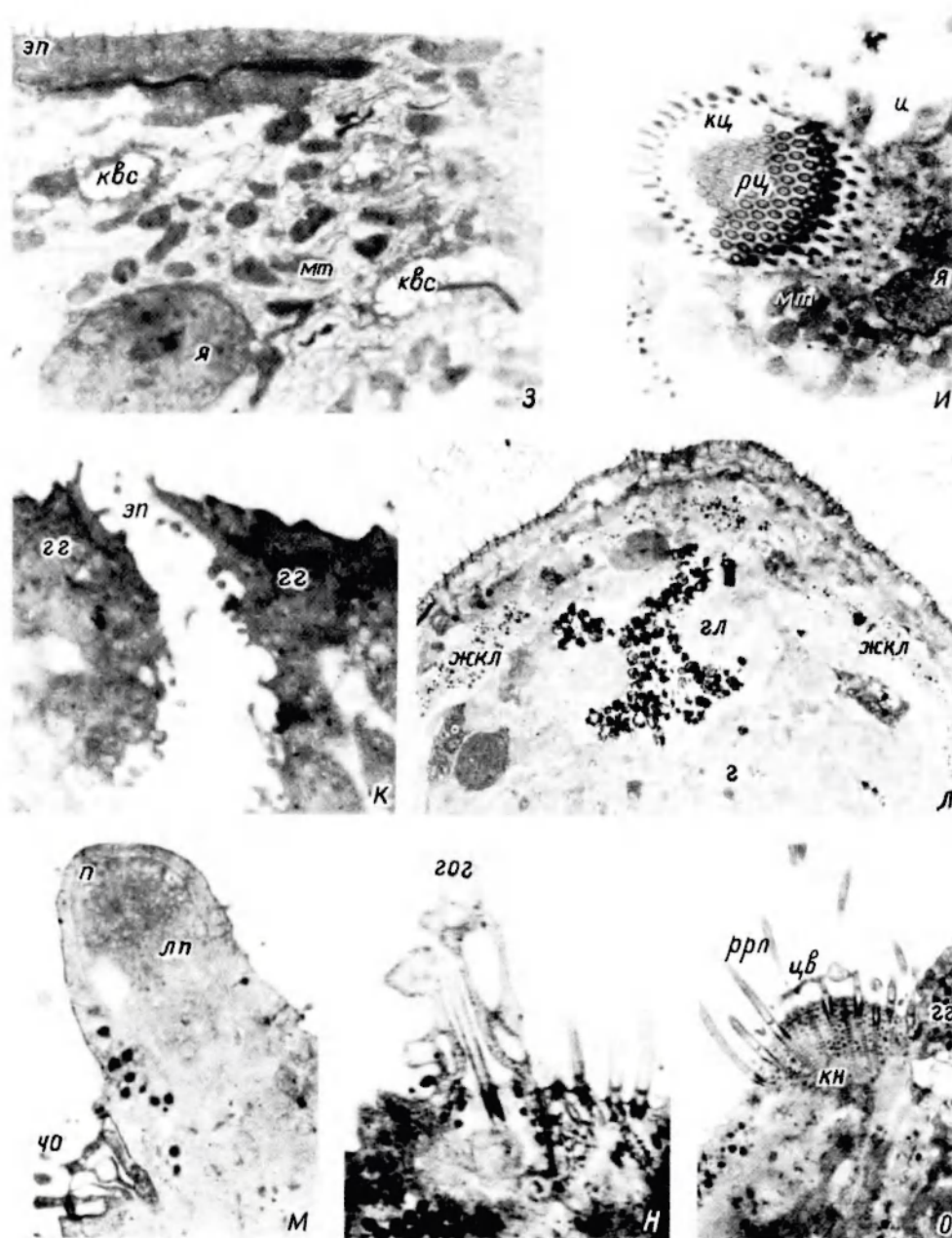


Рис. 3 (продолжение).

вения; 3 — каналы выделительной системы; И — циртоцит; К — выделительная пора; Л — срез через тело мирацидия в области глазка и ганглия; М — латеральная папилла; Н — сенсилла в основании латеральной папиллы; О — ресничное поле. гог — губчатое образование гиподермы; кн — корневые нити; кц — корзинка циртоцита; рц — реснички циртоцита; ррп — ресничка ресничного поля; цв — цитоплазматический вырост; я — ядро. Увел.: А — 4000х; Б — 20 000х; В — 8000х; Г — 12 000х; Д — 8000х; Е — 15 000х; Ж — 6000х; З — 5000х; И — 8000х; К — 6000х; Л — 4000х; М — 18 000х; Н — 25 000х; О — 25 000х.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. Structure of *Philophthalmus rhionica* miracidium.